

УДК 594.124 591.557.8 591.557.7

**СИМБИОНТЫ MYTILUS EDULIS ЛИТОРАЛИ
И ВЕРХНЕЙ СУБЛИТОРАЛИ КАНДАЛАКШСКОГО
И ОНЕЖСКОГО ЗАЛИВОВ БЕЛОГО МОРЯ**

© В. А. Крапивин

Санкт-Петербургский государственный университет,
кафедра зоологии беспозвоночных,
С.-Петербург, 199034, Университетская наб. 7—9
E-mail: bidlodaos@mail.ru
Поступила 15.03.2012

Изучен состав фауны организмов, ассоциированных с *Mytilus edulis* в Кандалакшском и Онежском заливах Белого моря. Обнаружены симбионты 8 видов: *Choricystis* sp. (Chlorophyceae), *Peniculistoma mytili*, *Ancistrum mytili* (Ciliata, Oligohymenophorea), *Urastoma cyprinae*, *Paravortex* sp. (Platyhelminthes, Rhabditophora), метацеркарии *Cercaria parvicaudata*, *Himasthla* sp., *Gymnophallus* sp. (Platyhelminthes, Trematoda). Кроме того, в мантийной полости мидий были найдены различные свободноживущие организмы: 6 видов нематод, планктонная копепода *Microsetella norvegica*, неопределенные копеподы, изопода *Jaera* sp., морские клещи семейства Halacaridae, личинки хирономид. По каждой группе организмов приведены параметры заражения, указаны места обнаружения в хозяине. Отмечены некоторые закономерности горизонтального и вертикального распределения ассоциированных с мидиями организмов.

Ключевые слова: симбиоз, паразитизм, комменсализм, двустворчатые моллюски, мидия, *Mytilus edulis*, симбиотические турбеллярии, метацеркарии трематод.

Мидия *Mytilus edulis* Linnaeus, 1758, будучи одним из самых массовых беломорских моллюсков, является важным компонентом экосистем Белого моря. Как вид эдификатор *M. edulis* вступает во взаимоотношения с многочисленными организмами других видов, в том числе обитающими непосредственно на теле или в теле моллюска. Некоторые из этих организмов формируют с *M. edulis* устойчивые облигатные ассоциации, называемые *симбиотическими* (такие термины, как *симбиоз* и *симбиотический* используются в данной работе в широком смысле, о значении термина *симбиоз* (см.: Шульман, Добровольский, 1977)). Ассоциации других организмов с мидиями носят нерегулярный, случайный характер.

Сведения об организмах, населяющих беломорских мидий, носят фрагментарный характер. Многочисленные исследования посвящены беломорским трематодам (в том числе, обитающим в *M. edulis*) (Зеликман, 1966;

Чубрик, 1966; Кулачкова, Муравьева, 1982; Nikolaev et al., 2006). Авторы, производившие комплексное изучение симбиофауны беломорских мидий (Константинова, Максимович, 1985; Кулачкова, 1985; Фатеев и др., 2000), в основном упоминали облигатных сожителей моллюсков, в то время как многочисленные в норме свободноживущие организмы, которые часто можно обнаружить в мантийной полости мидий, игнорировались. Нам представляется важным учет всех организмов, ассоциированных с мидиями, как настоящих симбионтов, так и случайных «гостей», поскольку оказывать влияние на этого моллюска могут как первые, так и вторые.

Цель нашей работы — описание разнообразия организмов, встречающихся в беломорских *M. edulis*. Перед нами стояла задача определить, организмы каких систематических групп можно встретить в беломорских мидиях, и установить параметры заражения мидий этими организмами.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор материала проводился с июня по ноябрь 2010 г. в поселениях *M. edulis* в Кандалакшском заливе Белого моря, в районе МБС СПбГУ и в Онежском заливе Белого моря в районе о-ва Большой Соловецкий (рис. 1). Характеристики поселений *M. edulis*, в которых был собран материал, представлены в табл. 1.

Мидий собирали на литорали вручную во время отлива, в сублиторали — при помощи шлюпочной драги или вручную с использованием водолазного снаряжения. Бралась случайные выборки моллюсков крупнее 10 мм. Собранных моллюсков доставляли в лабораторию в переносном хладобоксе. Мидий содержали в емкостях с морской водой при температуре около 10 °С и вскрывали в течение нескольких дней после сбора. Всего было вскрыто 698 экз. *M. edulis*.

Перед вскрытием измеряли длину раковины моллюска при помощи штангенциркуля с точностью 0.1 мм. Поиск симбионтов производили под бинокулярным микроскопом МБС-10, последовательно используя 2 методики: 1) изучение содержимого мантийной полости, осмотр поверхности жабр, ротовых лопастей, мантийной складки и внутренностного мешка; 2) изучение «давленных» временных препаратов тканей. Учитывали все организмы, обнаруженные в мантийной полости, тканях и кишке *M. edulis* (кроме ее же собственной молоди). Обнаруженных многоклеточных животных подсчитывали, фотографировали и фиксировали в 70 %-ном этиловом спирте или 4 %-ном растворе формальдегида для последующего определения. Подсчитывались 2 параметра: экстенсивность инвазии (доля зараженных моллюсков от всех мидий в выборке, %) и интенсивность инвазии (количество особей ассоциированных организмов в одном хозяине). В связи со сложностью определения некоторых групп (нематоды, клещи) мы подсчитывали параметры заражения для всех представителей группы, а затем по фиксированным образцам определяли наиболее часто встречающиеся виды, обращаясь за помощью к специалистам. Подсчет одноклеточных организмов (инфузорий и зеленых водорослей) не производился. Для них мы определяли только экстенсивность инвазии.

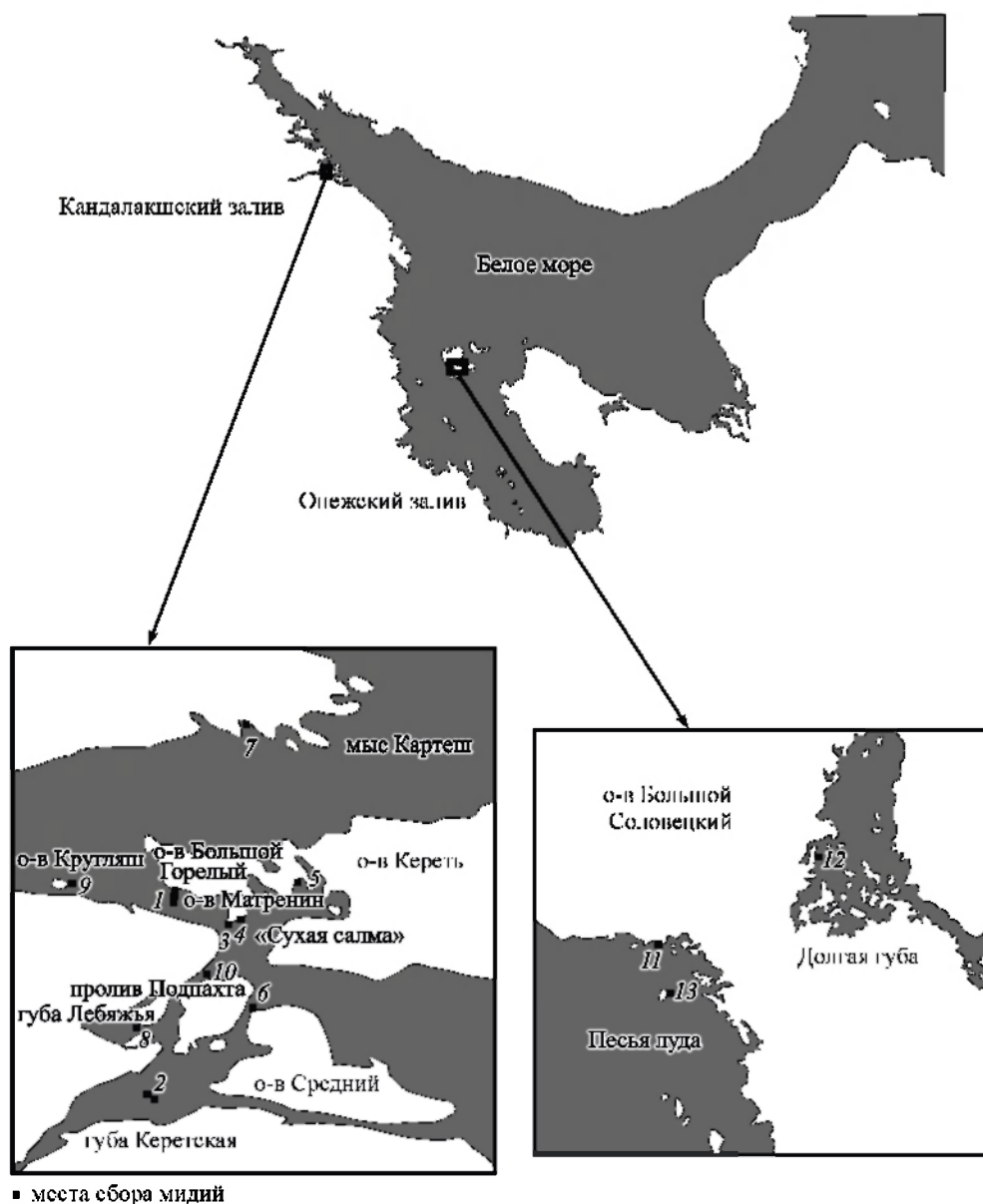


Рис. 1. Район исследований и места сбора материала.

Цифрами обозначены поселения мидий, расположенных в следующих местах: 1 — о-в Большой Горелый, 2 — корга в губе Керетской, 3 — юго-западное побережье о-ва Матренин, 4 — южное побережье о-ва Матренин, 5 — губа Сухая Салма, 6 — пролив Средняя салма, 7 — губа Медвежья, 8 — губа Лебяжья, 9 — о-в Круглыйш, 10 — пролив Подпахта, 11 — юго-восточное побережье о-ва Большой Соловецкий, 12 — губа Долгая, 13 — Песья луда.

Fig. 1. Study area and collection localities.

Таблица 1

Основные характеристики исследованных поселений *Mytilus edulis*Table 1. The main characteristics of examined colonies of *Mytilus edulis*

№	Залив	Расположение поселения	Глубина (м)	Наличие течения	Расположение на открытом/ закрытом участке побережья	Наличие опреснения	Количество вскрытых мидий	Средняя длина раковины вскрытых мидий
1(а)	Кандалакшский	О-в Большой Горелый	Литораль	+	Открытый	–	100	34.7 ± 0.69
1(б)	»	То же	1—3	+/-	»	–	40	37.1 ± 1.28
1(в)	»	» »	8—12	–	»	–	26	38.9 ± 2.20
2(а)	»	Корга в губе Керетской	Литораль	+	»	++	37	39.4 ± 1.35
2(б)	»	То же	1—3	+	»	++	94	39.2 ± 1.44
3	»	Юго-западное побережье о-ва Матренин	Литораль	+	»	–	120	35.6 ± 0.83
4	»	Южное побережье о-ва Матренин	»	+/-	Закрытый	–	60	34.9 ± 1.04
5	»	Губа «Сухая салма»	»	–	»	+	70	33.2 ± 1.08
6	»	Пролив Средняя салма	»	+	Открытый	–	14	42.1 ± 2.02
7	»	Губа Медвежья	»	–	Закрытый	–	31	35.0 ± 2.40
8	»	Губа Лебяжья	132	+	»	++	19	42.7 ± 2.23
9	»	О-в Кругляш	4—6	+	Открытый	–	16	50.0 ± 4.68
10	»	Пролив Подпахта	15	–	»	–	11	31.9 ± 6.16
11	Онежский	Юго-восточное побережье о-ва Б. Соловецкий	Литораль	–	»	–	38	38.1 ± 3.23
12	»	Губа Долгая	»	–	Закрытый	+/-	16	46.4 ± 2.64
13	»	Песья луда	12	+/-	Открытый	–	6	72.2 ± 16.73

Определения проводились с использованием следующих статей, монографий и определителей: «Зеленые водоросли *Choricystis* sp., паразиты *Mytilus edulis*»; (Квитко, Мигунова, 2000), «Ciliates from scandinavian molluscs» (Fenchel, 1965), «Паразиты, болезни и вредители мидии (*Mytilus*, *Mytilidae*). VII Турбеллярии (*Turbellaria*)» (Гаевская, 2009), «Некоторые эколого-паразитологические связи на литорали северной части Кандалакшского залива» (Зеликман, 1966), «Фауна и экология личинок трематод из моллюсков Баренцева и Белого морей» (Чубрик, 1966), «Freeliving marine nematods» (Part I, II, III) (Platt, Warwick, 1983, 1988, Platt et al., 1998), «Определитель флоры и фауны северных морей» (Гаевская, 1948). В процессе определения некоторых групп нас консультировали следующие специалисты: С. И. Фокин (кафедра зоологии беспозвоночных СПбГУ), А. В. Чесунов (кафедра зоологии беспозвоночных МГУ), А. В. Шошин (Лаборатория морских исследований ЗИН РАН), Е. А. Федоров (кафедра зоологии беспозвоночных СПбГУ), В. Н. Иваненко (кафедра зоологии беспозвоночных МГУ).

Для математической обработки данных использовали стандартные методы линейной статистики; для оценки достоверности различий частот встречаемости организмов, ассоциированных с мидиями, использовались логлинейный анализ и критерий хи-квадрат (χ^2). В качестве порогового уровня значимости принимался $p = 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Во внутренних органах исследованных мидий и в их мантийных полостях мы обнаружили представителей 16 систематических групп. Их полный список представлен в табл. 2.

Среди обнаруженных организмов можно выделить группу явно симбиотических организмов, для которых ассоциация с хозяином является обязательной как минимум на протяжении части жизненного цикла, и группу свободноживущих организмов, по всей видимости, случайно попавших в мантийную полость моллюска. Ниже мы приводим сведения, касающиеся основных групп организмов, обнаруженных в ассоциации с *M. edulis*, как симбионтов, так и случайных вселенцев.

Зеленые водоросли. Скопления зеленых водорослей в тканях мидий имеют вид характерных зеленых пятен. Заражение мидий одноклеточными водорослями неоднократно отмечали в Белом море (Константинова, Максимович, 1985; Миничев и др., 1985; Андреева и др., 1988; Фатеев и др., 2000; Петрова и др., 2006). Вначале водоросль была определена как *Nannochloris* sp. (Миничев и др., 1985), затем — как *Choricystis* sp. (Андреева и др., 1988). В ряде англоязычных работ также упоминаются зеленые водоросли в тканях мидий из разных районов (побережья Испании, Норвегии, Дании) (Gray et al., 1999; Rodríguez et al., 2008; Crespo et al., 2009). В упомянутых работах описана водоросль, сходная по морфологии и локализации в хозяине с обнаруженной в беломорских мидиях, однако определена она, как *Coccomyxa parasitica* (Chlorophyta, Chlorococcaceae) (эта водоросль ранее была найдена в тканях морских гребешков *Placopecten magellanicus* (Naidu, South, 1970)). Мы не беремся судить о видовой при-

Таблица 2

Организмы, обнаруженные в *Mytilus edulis* и характеристики зараженности для разных поселенийTable 2. Organisms revealed in *Mytilus edulis* and characteristics of infestation for different

Систематическое положение симбионта	Расположение в хозяине	Над чертой — экстенсивность инвазии (%), в скобках — количество зараженных особей; под чертой — интенсивность инвазии (шт.)															
		1a*	1б	1в	2а	2б	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Тип Chlorophyceae <i>Choricystis</i> sp.	Мантия, жабры, ротовые лопасти, мускул-замыкатель	7.0 (7)	2.5 (1)	—	56.8 (21)	70.2 (66)	44.2 (53)	20.0 (12)	34.1 (22)	7.1 (1)	32.3 (10)	84.2 (16)	—	—	—	25.0 (4)	—
Тип Ciliata Класс Oligohymenophorea Отряд Pleuronematida Сем. Peniculistomatidae <i>Peniculistoma mytili</i> (Morgan, 1925) Отряд Thigmotrichida Сем. Ancistridae <i>Ancistrum mytili</i> (Quennerstedt, 1867) Тип Platyhelminthes Класс Rhabditophora Отряд Mediofusata Сем. Urastomidae <i>Urastoma cyprinae</i> (Graff, 1882)	Вода из мантийной полости, жабры	55.0 (55)	47.5 (198)	65.4 (17)	8.1 (3)	17.0 (16)	50.8 (61)	85.0 (51)	22.9 (16)	42.9 (6)	22.6 (7)	36.8 (7)	12.5 (2)	18.2 (2)	86.8 (33)	—	16.7 (1)
	То же	68.0 (68)	80.0 (32)	50.0 (13)	59.5 (22)	63.8 (60)	48.3 (58)	88.3 (53)	47.1 (33)	57.1 (8)	74.2 (23)	89.5 (17)	18.8 (3)	—	94.7 (36)	—	33.3 (2)
	Вода из мантийной полости, жабры, мантия, ротовые лопасти, нога	2.0 (2) 1	17.5 (7) 1—3	84.6 (22) 1—13	16.2 (6) 1—2	53.2 (50) 1—195	6.7 (8) 1—2	5.0 (3) 1	20.0 (14) 1	— —	9.7 (3) 1—12	100 (19) 1—52	37.5 (6) 1—4	63.6 (7) 1—13	39.5 (15) 1—8	18.8 (3) 1	— —

Сем. Graffillidae																		
<i>Paravortex</i> sp.	Пищеварительная железа	— —	— —	34.6 (9) 1—2	— —	16.0 (15) 1—7	— —	— —	— —	— —	— —	31.6 (6) 1—11	12.5 (2) 1—8	63.6 (7) 1—8	— —	— —	— —	
Класс Trematoda																		
Отряд Plagiorchiida																		
Сем. Renicolidae																		
<i>Cercaria parvicaudata</i> Stunkard et Shaw, 1931 (<i>Renicola</i> sp.) (метацеркарии)	Пищеварительная железа, ротовые лопасти, мантия	48.0 (48) 1—39	10.0 (4) 1	19.2 (5) 1—2	— —	1.1 (1) 3	38.3 (46) 1—14	58.3 (35) 1—22	67.1 (47) 1—23	7.1 (1) 1	67.7 (21) 1—174	21.1 (4) 1—3	87.5 (14) 1—81	— —	68.4 (26) 1—6	93.8 (15) 1—65	— —	
Сем. Echinostomatidae																		
<i>Himasthla</i> sp. (метацеркарии)	Нога, мантия, пищеварительная железа, ретракторы ноги	54.0 (54) 1—15	15.0 (6) 1—4	3.8 (1) 1	2.7 (1) 2	2.1 (2) 21	10.0 (12) 1—4	58.3 (35) 1—25	77.1 (54) 1—29	— —	67.7 (21) 1—13	— —	6.3 (21) 113	— —	21.1 (8) 1—14	81.3 (13) 1—4	— —	
Сем. Gymnophallidae																		
<i>Gymnophallus</i> sp. (метацеркарии)	Вода из мантийной полости, мантия	1.0 (1) 1	2.5 (1) 1	11.5 (3) 1	— —	2.1 (2) 1	— —	3.3 (2) 1	5.7 (4) 1	— —	9.7 (3) 1—4	5.3 (1) 3	50.0 (8) 1—24	18.2 (2) 1	2.6 (1) 1	— —	66.7 (4) 1—2	
Тип Nematoda																		
Класс Enoplea																		
Отряд Chromadorida																		
Сем. Chromadoreae																		
Nematoda varia																		
(<i>Spirinia parasitifera</i> (Bastian 1865), <i>Enoplus brevis</i> (Bastian, 1965), <i>Anoplostoma viviparum</i> (Bastian, 1965), <i>Chromadoreae</i> gen. sp., <i>Diplo-laimella</i> sp., <i>Halic-hoanolaimus robustus</i> (Bastian, 1965))	Вода из мантийной полости, жабры	4.0 (4) 1—2	5.0 (2) 1—3	11.5 (3) 1—6	10.8 (4) 1	14.9 (14) 1—2	0.8 (1) 1	— —	— —	— —	12.9 (4) 1—5	68.4 (13) 1—6	25.0 (4) 1—3	9.1 (1) 1	5.3 (2) 1—2	6.3 (1) 1	16.7 (1) 1	

Таблица 2 (продолжение)

[illegible]

Halacaridae varia (<i>Rhombognathus</i> sp., <i>Halacarellus floridarius</i> (Lohmann, 1889), Halacaridae gen. sp.)	Вода из мантийной по- лости, жабры	3.0 (3) 1—2	—	—	2.7 (1) 1	2.1 (2) 1	0.8 (1) 1	5.0 (3) 1	8.6 (6) 1	—	19.4 (6) 1—6	21.1 (4) 1	6.3 (1) 1	—	2.6 (1) 2	—	—
Подтип Hexapoda Класс Insecta Сем. Chironomidae Chironomidae gen. sp.	Вода из мантийной по- лости	—	—	—	—	—	—	—	—	7.1 (1) —	9.7 (3) 1—2	5.3 (1) 1	—	—	2.6 (1) 1	—	—

Примечание. * — обозначения поселений: 1(а) — о-в Большой Горелый (литораль); 1(б) — о-в Большой Горелый (глубина 1—3 м); 1(в) — о-в Большой Горелый (глубина 8—12 м) 2(а) — корга в губе Керетской (литораль); 2(б) — корга в губе Керетской (1—3 м); 3 — юго-западное побережье о-ва Матренин; 4 — южное побережье о-ва Матренин; 5 — «Сухая салма»; 6 — пролив Средняя салма; 7 — губа Мелвеж; 8 — губа Лебяжья; 9 — о-в Кругляш; 10 — пролив Подпахта; 11 — юго-восточное побережье о-ва Большой Соловецкий; 12 — губа Долгая; 13 — Песья луда.

надлежности водорослей из беломорских мидий, но, следуя авторам, работавшим с беломорским материалом, используем название *Choricystis* sp. Мы часто находили эти водоросли в мантии, реже ($p < 0.01$) — в заднем аддукторе, жабрах, ротовых лопастях, ноге и ретракторах ноги (рис. 2), что не противоречит данным других авторов (Квитко, Мигунова, 2000; Фатеев и др., 2000). На основании литературных данных (Константинова, Максимович, 1985; Фатеев и др., 2000) и наших собственных результатов можно утверждать, что зараженность беломорских мидий зелеными водорослями значительно различается в разных поселениях. Есть данные о том, что максимальная зараженность *Choricystis* наблюдается в поселениях мидий, не осушающихся в отлив и подвергающихся опреснению (Петрова и др., 2006). Наши результаты в целом подтверждают это правило: наибольшая экстенсивность инвазии водорослями наблюдалась в поселениях, расположенных в самой верхней части сублиторали в местах с наиболее сильным опреснением (корга в губе Керетской и губа Лебяжья). В поселениях, расположенных на глубине более 4 м, *Choricystis* sp. не встречена, что можно объяснить недостатком красного света на этих глубинах. *Choricystis* sp., судя по сообщению ряда авторов, является паразитом, вызывающим повреждение мантии и аномальный рост раковины (Квитко, Мигунова, 2000; Петрова и др., 2006), а также редукцию гонады (Миничев и др., 1985) хозяина.

Инфузории. Мы находили в мантийной полости мидий инфузорий по крайней мере двух видов — *Peniculistoma mytili* (рис. 3,

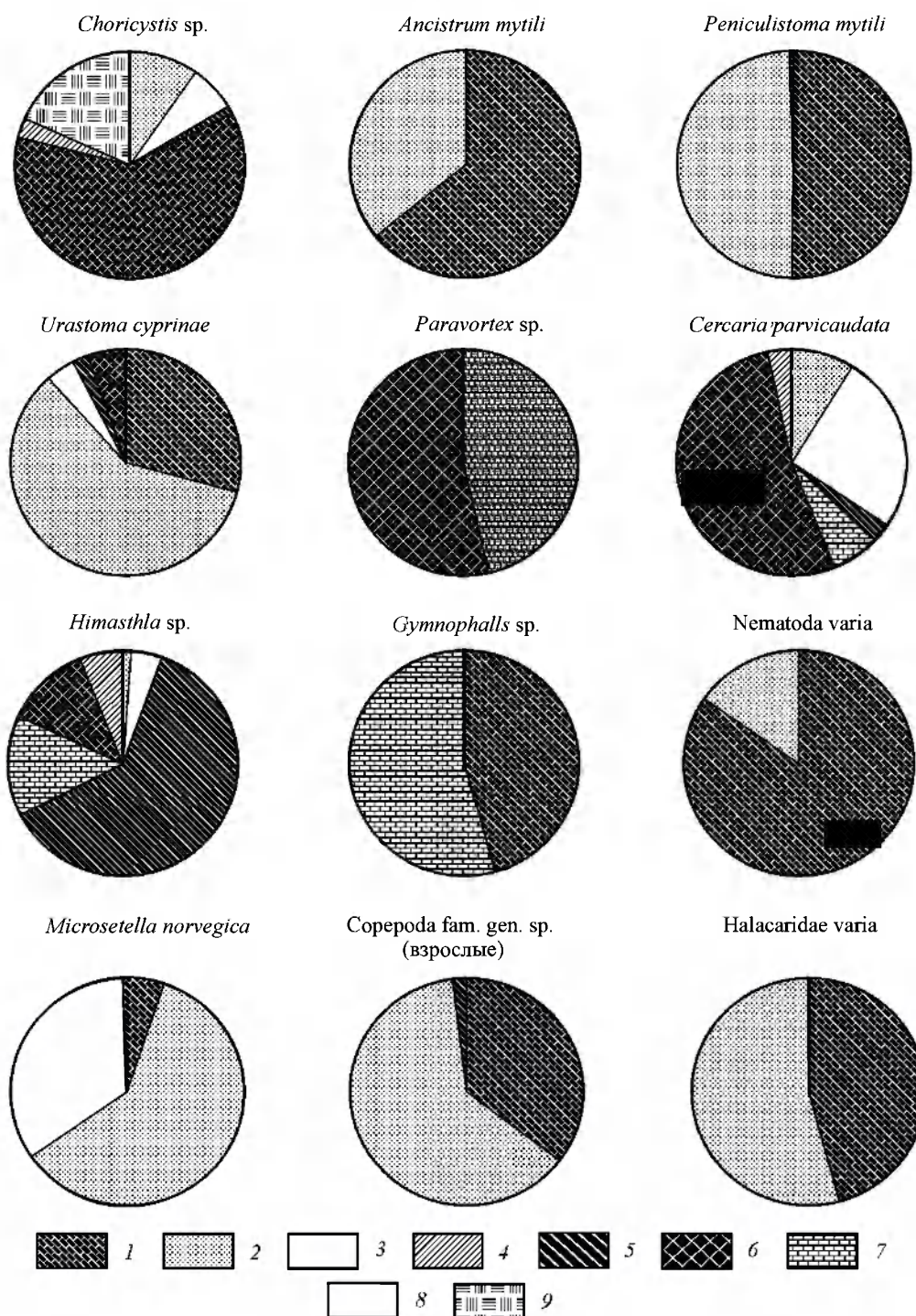


Рис. 2. Локализация организмов, обнаруженных в ассоциации с *Mytilus edulis*.
Приведены доли моллюсков (%), в которых данный организм был встречен в данном месте. 1 — вода из мантийной полости, 2 — жабры, 3 — ротовые лопасти, 4 — кишка, 5 — нога, 6 — пищеварительная железа (печень), 7 — мантия, 8 — мышцы-ретракторы ноги, 9 — мускул-замыкатель.

Fig. 2. Localization of organisms found in *Mytilus edulis*.

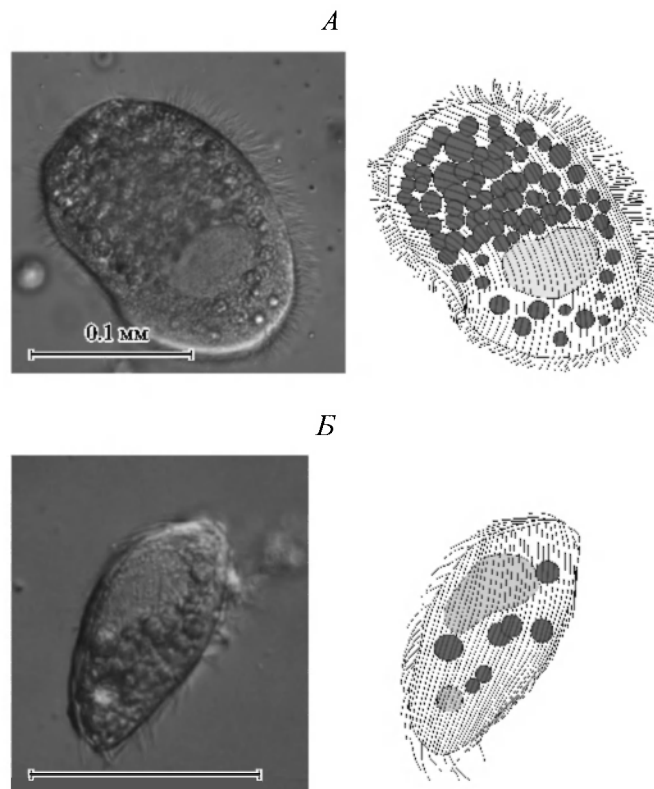


Рис. 3. Инфузория из мантийной полости *Mytilus edulis*.

А — *Peniculistoma mytili*, Б — *Ancistrum mytili*.

Fig. 3. Infusoria from the mantle cavity of *Mytilus edulis*.

А) и *Ancistrum mytili* (рис. 3, Б). Обе инфузории в массе встречаются в ассоциации с *M. edulis*, первые значительно крупнее вторых. По поводу видовой принадлежности инфузорий, определенных как *P. mytili*, у нас после консультации со специалистами и изучения литературы практически не осталось сомнений, что касается определения *A. mytili*, то оно сделано на основании сравнения фотографии объекта с рисунками из литературных источников (Fenchel, 1965). Инфузорий этих видов упоминают и другие исследователи симбиофауны беломорских мидий (Кулачкова, 1979, 1985; Герасимова и др., 1988; Фатеев и др., 2000), а в работе Константиновой и Максимовича говорится о 5 видах инфузорий (определения не приводятся) (Константинова, Максимович, 1985). *P. mytili* встречались в воде из мантийной полости и на жабрах практически с одинаковой частотой, и с гораздо более низкой частотой — на поверхности ноги, а *A. mytili* — только в первых двух из упомянутых локусов, причем достоверно чаще ($p < 0.001$) в воде из мантийной полости (рис. 2). Феншель также отмечал, что инфузории обоих видов локализуются в мантийной полости двустворчатых моллюсков (Fenchel 1965). Инфузории присутствовали в мидиях из большинства исследованных поселений, при этом экстенсивность инвазии в разных поселениях сильно различалась. Мы, однако, не обнаружили чет-

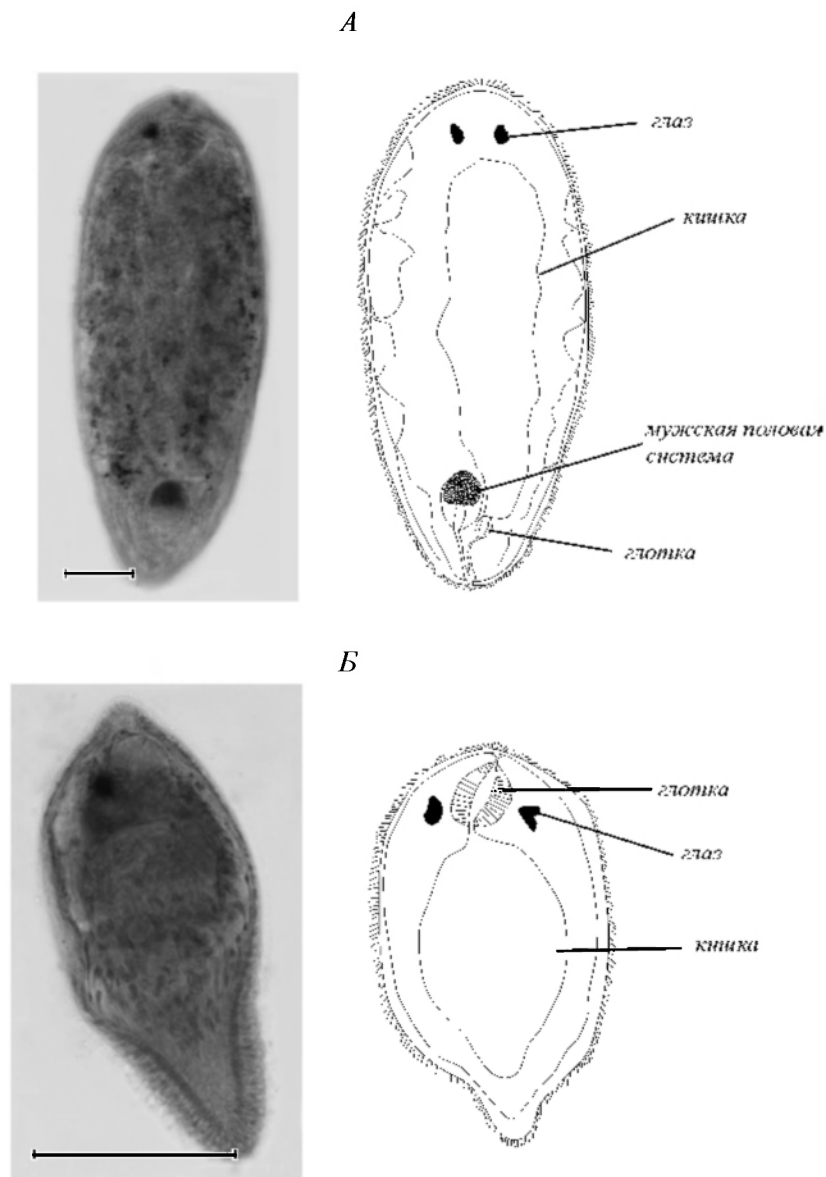


Рис. 4. Турбеллярии из мантийной полости и пищеварительной системы *Mytilus edulis*.

А — *Urastoma cyprinae*, Б — *Paravortex* sp.

Fig. 4. Turbellaria from the mantle cavity and the digestive system of *Mytilus edulis*.

ких закономерностей в пространственном распределении заражения. Оба вида инфузорий, обнаруженные нами в мантийной полости *M. edulis*, являются симбиотическими. Данных о патогенности *P. mytili* нам не удалось обнаружить, ее считают комменсалом. В отношении *A. mytili* существуют различные мнения: большинство исследователей считает ее комменсалом, но есть данные, указывающие на возможную патогенность (Гаевская, 2006).

«Турбеллярии». Мы обнаружили 2 вида турбеллярий (*Rhabdocoela*): *Urastoma cyprinae* (рис. 4, А) и *Paravortex* sp. (вероятно, *Paravortex cardii*, Hallez, 1908) (рис. 4, Б), которые часто обитают в одном моллюске, но хорошо отличаются друг от друга по расположению ротового отверстия и глотки (у первых — сзади, у вторых — спереди) и локализации в хозяине (см. ниже). В двух современных работах по симбионтам беломорских мидий упоминается 1 вид симбиотических турбеллярий; в одной из работ турбеллярия определена как *Urastoma cyprinae* (Фатеев и др., 2000). Эта турбеллярия давно известна, как сожитель *M. edulis* в Белом море. Согласно Гаевской, сам род *Urastoma* был описан в 1900 году Дерлером по экземпляру из *M. edulis* с Соловецких островов (Гаевская, 2009). В литературе по симбиофауне беломорских мидий нам не удалось найти упоминаний о втором виде обнаруженных нами турбеллярий — *Paravortex* sp. Турбеллярии рода *Urastoma* были обнаружены в мантийной полости: чаще всего на жабрах и в мантийной жидкости, реже — на поверхности мантии, ротовых лопастей и ноги (рис. 2), что согласуется с литературными данными (Robledo et al., 1994; Caceres-Martinez et al., 1998). *P. cardii* были обнаружены только в кишечнике и протоках пищеварительной железы *M. edulis* (рис. 2). Пищеварительная система, по всей видимости, является для этих турбеллярий обычным местом обитания в хозяине (Montaudouin et al., 2000). Оба вида турбеллярий обычны в поселениях, расположенных в сублиторали. В литоральных поселениях встречается только один вид — *U. cyprinae*. На распределение *U. cyprinae* может влиять как непосредственно глубина, так и связанные с ней размер мидий, заиленность грунта и температура (эти факторы, как описано в литературе (Гаевская, 2009), оказывают воздействие на зараженность данным симбионтом). Для *Paravortex* sp. скорее всего дефинитивными хозяевами являются не мидии, а сублиторальные моллюски сем. *Cardiidae*, в которых, по нашим наблюдениям, эта турбеллярия встречается с большей частотой. От них, вероятно, и заражаются сублиторальные мидии. *Urastoma* и *Paravortex* являются облигатными симбионтами двустворчатых моллюсков (Гаевская 2009). Первые исследователи, находившие *Urastoma cyprinae* как в мантийной полости различных *Bivalvia*, так и в свободном состоянии, считали ее факультативным комменсалом (Burt, Drinnan, 1968; Fleming et al., 1981). Позднее было показано, что *U. cyprinae* можно считать временным облигатным паразитом с невысокой патогенностью (Robledo et al., 1994; Brun et al., 1999; Crespo Gonzalez et al., 2005) (в силу необходимости периода сожительства с хозяином для завершения жизненного цикла и присутствием легких повреждений жабр у зараженных моллюсков). Являются ли представители рода *Paravortex* комменсалами или паразитами пока достоверно не установлено (Montaudouin et al., 2000). Показано, что по крайней мере некоторые виды потребляют пищу и мертвые клеточные остатки из кишечника хозяина, но не его живые клетки (Jennings, Phillips, 1978).

Трематоды. Трематоды в наших сборах были представлены метацеркариями 3 видов — *Cercaria parvicaudata* (рис. 5, А, Б), *Himasthla* sp. (рис. 5, Б, В) и *Gymnophallus* sp. (рис. 5, Г). Метацеркарии первых двух видов имеют цисты, они хорошо отличаются друг от друга под бинокуляром по наличию заполненного темными секреторными гранулами Y-образного мочевого пузырька (у *C. parvicaudata*) и воротничка с шипиками (у *Himas-*

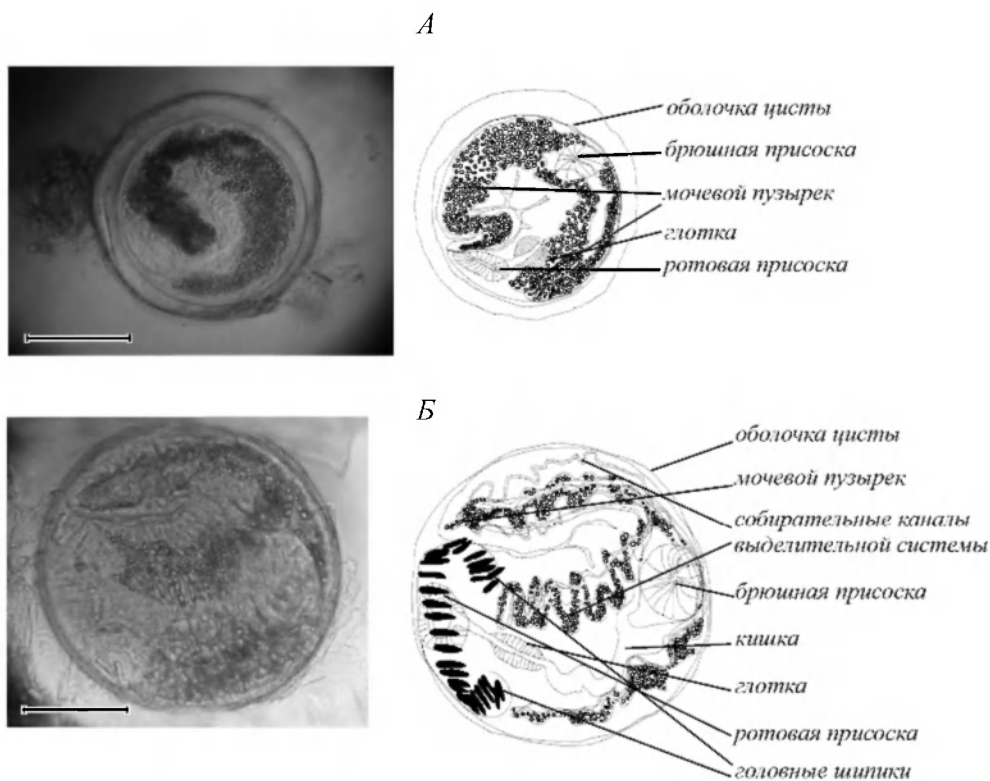
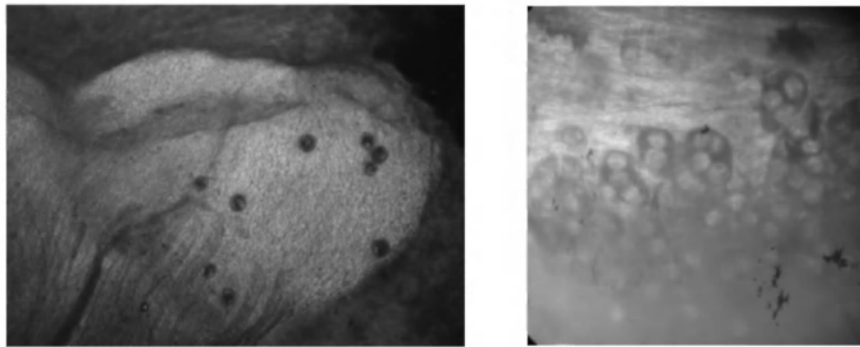


Рис. 5. Метацеркарии трематод, встреченные в *Mytilus edulis*.
 А — *Cercaria parvicaudata* (старая метацеркария), Б — *Himasthla* sp., В — общий вид цист *C. parvicaudata* (слева) и *Himasthla* sp. (справа) в тканях хозяина, Г — *Gymnophallus* sp.

Fig. 5. Metacercaria of trematodes found in *Mytilus edulis*.

thla sp.). В литературе есть сведения о 4 видах *Himasthla*, встречающихся в *M. edulis*, причем иногда в одной и той же особи: *H. elongata*, *H. continua*, *H. interrupta*, *H. militaris* (Lauckner, 1983). Разные авторы приводят разные определения метацеркарий рода *Himasthla* из беломорских мидий (*H. militaris* (Чубрик, 1966; Кулачкова, Муравьева, 1982), *H. elongata* (Nikolaev et al., 2006)), или не приводят их вовсе (Фатеев и др., 2000). Мы учитывали всех найденных метацеркариев эхиностоматид, как *Himasthla* sp. Метацеркарии третьего вида — *Gymnophallus* sp. — не образуют цист и гораздо более подвижны, чем представители первых двух видов. Наличие раздвоенного пузырька с длинными ветвями, концы которых находятся на уровне глотки, помогает определить принадлежность этих метацеркарий к сем. *Gymnophallidae* и, с высокой долей вероятности, к роду *Gymnophallus*. В публикации Константиновой и Максимовича говорится о 6 видах трематод, паразитирующих в беломорских *M. edulis*, однако не указана их видовая принадлежность (Константинова, Максимович, 1985). Другие авторы отмечают заражение беломорских мидий метацеркариями трематод как минимум 3 видов: *Himasthla* sp., *Gymnophallus* sp. и третий вид метацеркарий, определяемый некоторыми авторами, как *Renicola* sp. или *Renicola*

В



Г

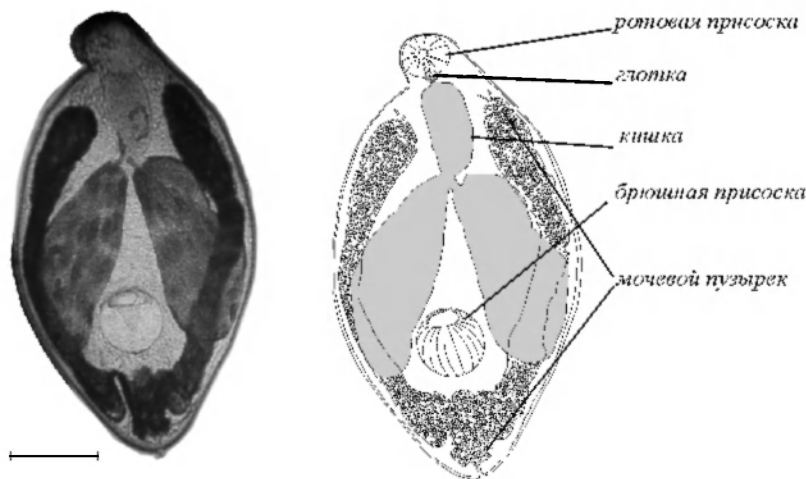


Рис. 5 (продолжение).

roscovita (= *Cercaria parvicaudata*) (Фатеев и др., 2000). Также в некоторых работах упоминается о некой *Metacercaria* gen. sp., с достаточно высокой экстенсивностью заражающей мидий Кандалакшского залива и локализуемой в основном в пищеварительной железе хозяина (Кулачкова, Муравьева, 1982), которую мы склонны также отождествлять с *C. parvicaudata*. Интересно, что Г. К. Чубрик (1966) при описании фауны трематод беломорских *M. edulis* упоминает только метацеркарий *Gymnophallus* sp. и спороцисты *Prosorhynchus squamatus*, которые нам не встретились. Авторы, исследовавшие заражение симбионтами беломорских мидий, в большинстве случаев находили метацеркарий *C. parvicaudata* в печени и ротовых лопастях (Фатеев и др., 2000; Nikolaev et al., 2006), реже в ноге и жабрах (Кулачкова, Муравьева, 1982). Другие исследователи сообщают о нахождении метацеркарий этого вида в ноге (Lauckner, 1983) и мантии (Чубрик, 1966) моллюсков. В работе Лаукнера говорится о нахождении метацеркарий *R. roscovita* в печени, крае мантии и ротовых лопастях (в порядке убывания количества находок). Также отмечается, что у более мелких (в сред-

нем около 7 мм) мидий метацеркарии, помимо внутренностного мешка, чаще встречаются в мантии, а у более крупных (в среднем около 16 мм) — в ротовых лопастьях. В наших выборках эти метацеркарии встречались в ротовых лопастьях чаще, чем в крае мантийной складки ($\chi^2 = 63.8$; $p < 0.01$) (возможно, это объясняется тем, что мы вскрывали сравнительно крупных моллюсков); кроме того, мы находили их в жабрах, ноге и мускулатуре ноги. Метацеркарий трематод рода *Himasthla* обычно отмечали в ноге (Nikolaev et al., 2006) и мантии *M. edulis* (Lauckner, 1971; Фатеев и др., 2000), кроме того — в ротовых лопастьях (Кулачкова, Муравьева, 1982) и печени (Чубрик, 1966). Мы же находили их, помимо упомянутых мест, еще и в ретракторах ноги. В ноге эти трематоды встречались нам чаще, чем в других частях мидий. Метацеркарии *Gymnophallus* sp. располагались между мантией и внутренней поверхностью раковины (причем некоторые особи были частично окружены тонким слоем перламутра) или даже непосредственно в мантийной полости (возможно, попадали туда из-за повреждения мантии при вскрытии). Описания расположения метацеркарий *Gymnophallus* sp. в *M. edulis* у других авторов сходятся с нашими (между мантией и раковинной, в мантийной полости) (Чубрик, 1966; Кулачкова, Муравьева, 1982; Lauckner, 1983; Фатеев и др., 2000). Приведенные разными авторами сведения по экстенсивности и интенсивности инвазии беломорских мидий из разных поселений метацеркариями трематод (Чубрик, 1957, 1966; Зеликман, 1966; Фатеев и др., 2000; Nikolaev et al., 2006) существенно различаются как между собой, так и с нашими данными. Как можно заключить из работ этих авторов, влияние на зараженность мидий метацеркариями оказывают 2 группы факторов. Абиотические факторы: прибойность, наличие течений, соленость воды, наличие пресного стока, продолжительность осушки (для литоральных поселений), тип грунта и т. п. в первую очередь определяют выживаемость свободных стадий трематод (мирацидиев и церкариев) и соответственно возможность заражения этими стадиями первых и вторых промежуточных хозяев. В работах Чубрик (1957) и Зеликман (1966) показано (правда, без привлечения соответствующих статистических методов), что зараженность моллюсков трематодами выше в затишных участках литорали, чем в местах, подвергающихся воздействию прибоя или сильного течения, и ниже — на опресняемых участках, чем в местах с нормальной соленостью. Мы также наблюдали сравнительно слабую зараженность метацеркариями в литоральных поселениях мидий, расположенных в районе сильных течений (корга в губе Керетской, юго-западное побережье о-ва Матренин и пролив Средняя Салма) и, напротив, высокие параметры заражения в поселениях на литорали затишных мелководных губ (Медвежья, Сухая Салма, Долгая); в некоторых районах с сильным опреснением (корга в губе Керетской, губа Лебяжья) зараженность была невысокой, тогда как в других (губа Сухая Салма), напротив, наблюдалась высокая экстенсивность инвазии метацеркариями (табл. 2). Очевидно, что на действие факторов первой группы накладывается действие второй группы факторов — биотических (плотность, возрастная и размерная структуры поселения мидий, обилие в месте расположения поселения основных и первых промежуточных хозяев трематод и вероятность их встречи с мидиями). Показано, например, что зараженность мидий метацеркариями «птичьих» трематод в большой степени зависит от количест-

ва птиц, кормящихся на том участке побережья где расположено поселение моллюсков (Чубрик, 1957). Мы не проводили оценки обилия основных и первых промежуточных хозяев трематод, метацеркариями которых были заражены моллюски из наших выборок, но имеем возможность проследить влияние на зараженность глубины, на которой расположено поселение. Глубина — интегральный фактор, который не только оказывает прямое действие на свободноживущие стадии паразита, но и косвенно определяет возможность успешного прохождения жизненного цикла трематоды, влияя на вероятность контакта церкарий и окончательных хозяев трематод с мидиями (вторыми промежуточными хозяевами). Окончательными хозяевами для всех обнаруженных нами трематод являются морские птицы (в основном чайки и гаги). Роль первых промежуточных хозяев для *C. parvicaudata* и *Himasthla* sp. играют литоральные брюхоногие моллюски (в основном представители рода *Littorina*), также спороцисты *C. parvicaudata* (или близкого вида) находили в сублиторальных брюхоногих моллюсках (Чубрик, 1966). Первые промежуточные хозяева трематод сем. *Gymnophallidae* — всегда двустворчатые моллюски (Зеликман, 1966; Чубрик, 1966) (в нашем случае это, вероятно представители сем. *Cardiidae* — в Онежском заливе мы находили спороцисты *Gymnophallidae* в *Serripes groenlandicus*). Соответственно не вызывает удивления тот факт, что исследованных нами сублиторальных поселений мидий личинки *Himasthla* sp. встречаются сравнительно редко (экстенсивность не более 15 %) (табл. 2), в то время как на литорали экстенсивность заражения этим паразитом доходит до 81.3 %. Метацеркарии *C. parvicaudata* демонстрируют несколько меньшую приуроченность к литорали: сопоставимый размах значений экстенсивности инвазии наблюдается в литоральных (0—93.8 %) и в сублиторальных поселениях (0—87.5 %) (табл. 2). Возможно, церкарии рениколид, которые заражают сублиторальных мидий, выходят из спороцист, развивающихся в сублиторальных же брюхоногих моллюсках. В отличие от двух упомянутых видов метацеркарии *Gymnophallus* sp. чаще встречались нам в сублиторали, чем на литорали, причем мы находили их даже на максимальной глубине, на которой нам удалось обнаружить поселение мидий (15 м) (табл. 2). Это можно объяснить тем, что, как упомянуто выше, спороцисты этой трематоды развиваются в сублиторальных *Bivalvia*. Г. К. Чубрик отмечала, что представители сем. *Gymnophallidae* относятся к тем немногим видам трематод птиц, метацеркарии которых можно обнаружить в сублиторальных моллюсках, и делала вывод, что заражение церкарией сублиторального моллюска — это тупиковый путь в жизненном цикле *Gymnophallidae*, поскольку птицы не могут доставать моллюсков с больших глубин. Сравнительно высокие параметры заражения *Gymnophallus* sp. в сублиторальных поселениях мидий по сравнению с расположенными рядом с ними литоральными поселениями (например, в районе о-ва Большой Горелый) (табл. 2) и тот факт, что первыми промежуточными хозяевами для них служат сублиторальные моллюски, заставляют усомниться в таком выводе. Мы предполагаем, что окончательные хозяева этих трематод — морские утки (например, гаги) (Зеликман, 1966) — способны доставать двустворчатых моллюсков из верхней сублиторали (Михеев, 1970). По характеру взаимного влияния взаимоотношения метацеркарий и моллюсков можно с большой

долей уверенности классифицировать, как паразитические (Гинецинская, 1968).

Помимо настоящих симбионтов в исследованных мидиях были обнаружены некоторые свободноживущие организмы (табл. 2), вероятно, случайно затянутые в мантийную полость *M. edulis* в процессе фильтрации.

Нематоды. Нематоды, обнаруженные в некоторых мидиях, относились к 6 различным семействам и были представлены следующими свободноживущими видами: *Spirinia parasitifera* (Bastian 1865), *Enoplus brevis* (Bastian, 1965), *Anoplostoma viviparum* (Bastian, 1965), *Chromadore* gen. sp., *Diplolaimella* sp., *Halichoanolaimus robustus* (Bastian, 1965). Нам встречались черви обоих полов и личинки. Ранее об обнаружении в беломорских мидиях нематод упоминается только в одной работе (Константинова, Максимович, 1985). Определения обнаруженных нематод в этой работе не приводятся. Мы находили нематод как в мантийной жидкости, так и на жабрах моллюсков (рис. 2). Доля моллюсков, содержащих нематод, в большинстве поселений была невысока, при этом мидии с нематодами были отмечены в половине литоральных поселений и почти во всех сублиторальных (табл. 2). Мы предполагаем, что видовой состав свободноживущих нематод, попадающих в мантийную полость мидий, зависит в первую очередь от состава фауны нематод в окружающем грунте, который в свою очередь зависит от гранулометрического состава грунта и некоторых других абиотических факторов (Гальцова, 1976). Данных о патогенности встреченных нами нематод нет, однако нельзя исключать некоторое негативное влияние на моллюска, как это было показано для монхистеридных нематод из устриц *Crassostrea virginica* (Meyers et al., 1985).

Ракообразные. Обнаруженные в мантийной полости мидий ракообразные относились к двум классам: Maxillopoda (подкласс Copepoda) и Malacostraca (подкласс Eumalacostraca). Копеподы были представлены как взрослыми особями, так и науплиусами. Большинство копепод принадлежали отряду Harpacticoida. Мы установили, что наиболее часто встречаемая в мантийной жидкости, на жабрах и ротовых лопастях мидий (и многих других беломорских Bivalvia [собственные наблюдения]) харпактицида — это массовый планктонный вид *Microsetella norvegica*. Прочих копепод, которые по отдельности встречались значительно реже, чем *M. norvegica*, мы не определяли. О находках в мантийной полости беломорских мидий ракообразных сообщается в 3 работах (Константинова, Максимович, 1985; Кулачкова, 1985; Фатеев и др., 2000). В двух из них говорится о том, что обнаруженные Harpacticoida — симбионты, относящиеся к роду *Tisbe* (Кулачкова, 1985; Фатеев и др., 2000), причем авторы последней работы ссылаются на информацию из первой. Мы не исключаем, что речь в этих работах на самом деле идет о *M. norvegica*. *M. norvegica* отмечена с различной частотой в *M. edulis* из всех исследованных поселений. Прочие копеподы встречались нам в большинстве поселений, причем взрослые особи чаще, чем науплиусы.

Высшие раки были представлены одним видом изопод — *Jaera* sp. Эта обычная литоральная изопода встречалась в мантийной жидкости мидий. О ее находках в мидиях ранее не сообщалось. *Jaera* sp. отмечена в 3 литоральных поселениях и 1 сублиторальном на глубине 1—3 м. Экстенсивность инвазии во всех случаях была очень низкой (табл. 2).

О влиянии на мидий *M. norvegica* или *Jaera* sp. нет никаких сведений. Известно, что среди Harpacticoida есть предположительно комменсальный вид *Tisbe celata* Humes, 1954, обитающий в мантийной полости мидий (Humes, 1954).

Хелицеровые. Морские клещи сем. Halacaridae, обнаруженные в мантийной полости *M. edulis*, были определены нами, как *Rhombognatus* sp. и *Halacarellus floridiarum* (Lohmann, 1889). Другие авторы не сообщают о находках клещей в беломорских мидиях. Клещи прикреплялись к жабрам или свободно перемещались в мантийной жидкости (рис. 2). Мидии, содержащие Halacaridae, были найдены почти во всех литоральных поселениях и во многих сублиторальных (до глубины 6 м) (табл. 2). Патогенность для мидий представителей сем. Halacaridae не показана, есть, однако, сообщение о негативном влиянии на *Mytilus galloprovincialis* морских клещей сем. Hyadesiidae, также случайных вселенцев (Caceres-Martinez et al., 2000).

Насекомые. Личинки комаров сем. Chironomidae, находившиеся в *M. edulis* из наших сборов, предположительно относятся к виду *Cricotopus vitripennis* (Meigen, 1818), обычному на беломорской литорали. Другие находки личинок хирономид в беломорских мидиях не описаны. Личинки располагались в мантийной жидкости *M. edulis*. Мидии, содержащие личинок хирономид, с невысокой частотой встречались в некоторых литоральных поселениях и, реже, в сублиторальных (до глубины 3 м) (табл. 2). Мы не обнаружили данных о влиянии личинок двукрылых на *M. edulis*. Исследователи, изучавшие Chironomidae из мантийной полости пресноводного двустворчатого моллюска *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771), не обнаружили негативного влияния на хозяина (Ricciardi, 1994).

Таким образом, в исследованных поселениях мидий Кандалакшского и Онежского заливов Белого моря, мы обнаружили представителей 16 систематических групп, ассоциированных с *M. edulis* (табл. 2). Среди этих организмов мы можем выделить 3 группы: (1) симбионты с более или менее известным типом взаимоотношений (паразиты — водоросли и трематоды; комменсалы — турбеллярии), (2) симбионты с неустановленным типом взаимоотношений — инфузории, (3) организмы, не являющиеся симбионтами и случайно попавшие в мантийную полость моллюска, — нематоды, ракообразные, клещи, личинки насекомых. В последнюю группу, по всей видимости, попадают как организмы, погибающие вскоре после попадания в мантийную полость, так и те, кто способен длительное время существовать в ассоциации с моллюском и оказывать воздействие на его жизнедеятельность (в пользу этого предположения говорит тот факт, что все упомянутые свободноживущие организмы были живы на момент проведения вскрытий).

Большинство обнаруженных нами симбиотических организмов и ранее были отмечены как сожители беломорских мидий. Мы не встречали сообщений об обнаружении в беломорских мидиях турбеллярий рода *Paravortex*. Из симбионтов, ранее отмеченных в беломорских мидиях, мы не встретили спороцист *P. squamatus*. Из организмов, предположительно случайно оказавшихся в мантийной полости, ранее не были отмечены следующие: харпактикоиды *M. norvegica*, изоподы рода *Jaera*, морские клещи сем. Halacaridae и личинки двукрылых сем. Chironomidae.

Между мидиями из разных поселений были обнаружены некоторые различия в видовом составе фауны ассоциированных организмов и в параметрах инвазии (табл. 2). Так, в моллюсках, взятых из наиболее глубоководных поселений, отсутствуют зеленые водоросли, равноногие раки, клещи, личинки двукрылых, редки метацеркарии *C. parvicaudata* и *Himasthla* sp., сравнительно часто встречаются *U. cyprinae*, *P. cardii* и метацеркарии Gymnophallidae. В сублиторальных поселениях на глубине менее 5 м (Кандалакшский залив: в районе о-ва Большой Горелый, у корги в губе Керетской, в губе Лебяжьей, в районе о-ва Кругляш) редко встречаются цисты *Himasthla* sp., личинки двукрылых и равноногие раки, сравнительно часто — турбеллярии обоих видов, зеленые водоросли, нематоды, копеподы. В литоральных поселениях отсутствуют турбеллярии *P. cardii*, редки метацеркарии *Gymnophallus* sp., чаще, чем в других типах поселений, можно встретить метацеркарии *C. parvicaudata* и *Himasthla* sp., равноногих раков и личинок двукрылых. Поселения, расположенные на закрытых участках литорали, характеризуются более высокими показателями заражения метацеркариями по сравнению с поселениями на открытых участках.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарит своего научного руководителя А. И. Грановича, С. В. Багрова и Н. Н. Шунатову за помощь в проведении водолазных работ, А. В. Шошина и А. В. Чесунова за помощь в определении нематод, Е. А. Федорова за помощь в определении морских клещей, В. Н. Иваненко за помощь в определении массовой копеподы, С. И. Фокина за помощь в определении инфузорий, А. В. Смирнова за помощь в работе с оптикой, А. А. Добровольского за полезные советы, Д. Ю. Крупенко и Д. А. Аристова за помощь в сборе материала, а также коллектив МБС СПбГУ.

Список литературы

- Андреева В. М., Квитко К. В., Кирсанова Ж. Г. 1988. О родовой принадлежности водоросли — симбионта мидии съедобной. В кн.: Матер. II Всесоюз. конф. «Экология, биол. продукт. и пробл. марикультуры Баренцева моря». Мурманск. 251—252.
- Гаевская А. В. 2006. Паразиты, болезни и вредители мидии (*Mytilus*, Mytilidae). I Простейшие (Protozoa). Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. 101 с.
- Гаевская А. В. 2009. Паразиты, болезни и вредители мидии (*Mytilus*, Mytilidae). VII. Турбеллярии (Turbellaria). Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. 110 с.
- Гаевская Н. С. 1948. Определитель фауны и флоры северных морей СССР. М.: Советская Наука. 740 с.
- Гальцова В. В. 1976. Свободноживущие морские нематоды как компонент мейобентоса губы Чупа Белого моря. В кн.: Нематоды и их роль в мейобентосе (Исследования фауны морей XV (XXIII)) / Под ред. О. А. Скарлато. Л.: Наука. 165—264.
- Герасимова З. П., Фокин С. П., Сю Т. С. 1988. Тонкая организация инфузории *Peniculistoma mytili*. Цитология. 30 (3): 245—255.
- Гинецинская Т. А. 1968. Трематоды, их жизненные циклы, биология и эволюция. Л.: Наука. 411 с.

- Зеликман А. Э. 1966. Некоторые эколого-паразитические связи на литорали северной части Кандакшского залива. В кн. Жизненные циклы паразитических червей северных морей. М.: Л.: Наука. Тр. ММБИ АН СССР. 10 (14): 7—77.
- Квитко К. В., Мигунова А. В. 2000. Зеленые водоросли *Choricystis* sp., паразиты *Mytilus edulis*. Вестн. СПб. ун-та. Сер. 3: Биология. 11 (3): 66—69.
- Константинова В. Л., Максимович Н. В. 1985. Состав и закономерности распределения симбионтов в поселениях *Mytilus edulis* L. Кандакшского залива. В кн.: Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Тез. докл. регион. конф. Архангельск. 118—119.
- Кулачкова В. Г. 1979. Болезни и паразиты мидий *Mytilus edulis* L. В кн.: Промысловые моллюски-мидии и их роль в экосистемах. Л. 71—72.
- Кулачкова В. Г. 1985. Паразиты мидии съедобной—объекта марикультуры в Белом море. В кн. Исследование мидии Белого моря. Л. 88—98.
- Кулачкова В. Г., Муравьева Г. В. 1982. Паразиты мидии (*Mytilus edulis* L.) перспективного объекта марикультуры на Белом море. В кн.: Повышение продуктивности и рациональное использование биологических ресурсов Белого моря. Матер. первого координац. совещ. Л. 48—49.
- Миничев Ю. С., Квитко К. В., Герасимова З. П., Прокофьев В. В., Максимович Н. В., Чемоданов А. В. 1985. Микробиологический и электронномикроскопический анализ зеленой водоросли *Nannochloris* sp., паразитирующей в беломорских мидиях. В кн. Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Тез. докл. регион. конф. Архангельск. 147—148.
- Михеев А. В. 1970. Отряд Гусеобразные. В кн.: Жизнь животных. Т. 5. Птицы / Под ред. Л. А. Зенкевич. М.: Просвещение. 110—158.
- Петрова Е. А., Мигунова А. В., Полоскин А. В., Квитко К. В. 2006. Некоторые данные к экологии заражения беломорских мидий *Mytilus edulis* одноклеточными зелеными водорослями *Choricystis* sp. Вестн. СПб. ун-та. Сер. 3. Биология. 4: 91—97.
- Фатеев А. Э., Гранович А. П., Слюсарев Г. С. 2000. Сравнительный анализ фауны симбионтов *Mytilus edulis* L. из естественных и искусственных поселений Кандакшского залива. В кн.: Изучение опыта промышленного выращивания мидий в Белом море. Тр. БНИИ. 46: 155—172.
- Чубрик Г. К. 1957. Партениты и личинки трематод из моллюсков Белого моря и Восточного Мурман: Автореф. ... дис. канд. биол. наук. Л. 50 с.
- Чубрик Г. К. 1966. Фауна и экология личинок трематод из моллюсков Баренцева и Белого морей. В кн.: Жизненные циклы паразитических червей северных морей. М., Л.: Наука. Тр. ММБИ АН СССР. 10 (14): 78—158.
- Шульман С. С., Добровольский А. А. 1977. Паразитизм и смежные с ним явления. Паразитол. сб. 27: 230—249.
- Brun N. T., Bogen A. D., Allard J. 1999. Attraction of *Urastoma cyprinae* (Turbellaria: Urastomidae) to the eastern oyster *Crassostrea virginica*. Dis. Aquat. Org. 37: 139—144.
- Burt M. D. B., Drinnan R. E. 1968. A microturbellarian found in oysters off the coast of Prince Edward Island. // Journ. Fish. Res. Board Can. 25 (11): 2521—2522.
- Caceres-Martinez J., Vasquez-Yeomans R., Guerrero Renteria Y., Curiel-Ramirez S., Olivas Valdez J. A., Rivas G. 2000. The marine mites *Hyadesia* sp. and *Copidognathus* sp. // Journ. Invert. Pathol. 76: 216—221.
- Caceres-Martinez J., Vasquez-Yeomans R., Sluys R. 1998. The Turbellarian *Urastoma cyprinae* from Edible Mussels *Mytilus galloprovincialis* and *Mytilus californianus* in Banja California, NW Mexico. Journ. Invert. Pathol. 72: 214—219.
- Crespo Gonzalez C., Reza Alvarez R., Rodriguez Dominguez M. H., Soto Bua M., Iglesias R., Arias Fernandez C., Garcia Estevez J. M. 2005. In vitro reproduction of the turbellarian *Urastoma cyprinae* isolated from *Mytilus galloprovincialis*. Marine Biology. 147: 755—760.
- Crespo Gonzalez C., Rodriguez H., Segade P., Iglesias R., Garcia-Estevez J. M. 2009. *Coccomyxa* sp. (Chlorophyta: Chlorococcales), a new pathogen in mus-

- sels (*Mytilus galloprovincialis*) of Vigo estuary (Galicia, NW Spain). *Journ. Invert. Pathol.* 102: 214—219.
- Fenchel T. 1965. Ciliates from Scandinavian molluscs. *Ophelia*. 2 (1): 71—174.
- Fleming L. C., Burt M. D. B., Bacon G. B. 1981. On some commensal Turbellaria of the Canadian East Coast. *Hydrobiologia*. 84: 131—137.
- Gray A. P., Lucas I. A. N., Seed R., Richardson C. A. 1999. *Mytilus edulis chilensis* infested with *Coccomyxa parasitica* (Chlorococcales, Coccomyxaceae). *Journ. Moll. Stud.* 65: 289—294.
- Humes A. G. 1954. *Tisbe celata* n. sp., a Harpacticoid Copepod from the mantle cavity of the edible mussel in New Brunswick // *Journ. Fish. Res. Bd. Canada*. 11 (6): 816—826.
- Jennings J. B., Phillips J. I. 1978. Feeding and digestion in three entosymbiotic Graffiid Rhabdocoels from Bivalve and Gastropod molluscs. *Biol. Bull.* 155: 542—562.
- Lauckner G. 1971. Zur Trematodenfauna der Herzmuscheln *Cardium edule* und *Cardium lamarck*. *Helgol. Wiss. Meeresunters.* 22: 377—400.
- Lauckner G. 1983. Diseases of mollusca: Bivalvia. In: *Diseases of marine animals*. Vol. 2: Introduction. Bivalvia to Scaphopoda / Ed. by Otto Kinne. Hamburg: Biologische Anstalt Helgoland. 477—879.
- Meyers T. R., Elston R. A., Georgi M. E. 1985. A monchysterid nematode parasitizing captive American oysters (*Cassostrea virginica*). *Journ. Invert. Pathol.* 46 (2): 205—208.
- Montaudouin X., Kisielewski I., Bachelet G., Desclaux C. 2000. A census of macroparasites in an intertidal bivalve community, Arcachon Bay, France. *Oceanologica Acta*. 23 (4): 453—468.
- Naidu K. S., South G. R. 1970. Occurrence of an endozoic alga in the giant scallop *Placopecten magellanicus* (Gmelin). *Can. Journ. Zool.* 48: 183—185.
- Nikolaev K. E., Sukhotin A. A., Galaktionov K. V. 2006. Infection patterns in White Sea blue mussels *Mytilus edulis* of different age and size with metacercariae of *Himasthla elongata* (Echinostomatidae) and *Cercaria parvicaudata* (Renicolidae). *Dis. Aquat. Org.* 71: 51—58.
- Platt H. M., Warwick R. M. 1983. Freelifving marine nematodes. Pt I. British Enoplids. Cambridge. 520 p.
- Platt H. M., Warwick R. M. 1988. Freelifving marine nematods. Pt II. British Chromadorids. New York, Kobenhavn, Koln. 502 p.
- Platt H. M., Warwick R. M., Somerfield P. J. 1998. Freelifving marine nematods. Pt III. British Monhysterids. Shrewsbury. 296 p.
- Ricciardi A. 1994. Occurrence of chironomid larvae (*Paratanytursus* sp.) as commensals of dreissenid mussels (*Dreissena polymorpha* and *D. bugensis*). *Can. Journ. Zool.* 72: 1159—1162.
- Robledo J. A. F., Caceres-Martinez J., Sluys R., Figueras A. 1994. The parasitic turbellarian *Urastoma cyprinae* (Platyhelminthes: Urastomidae) from blue mussel *Mytilus galloprovincialis* in Spain: occurrence and pathology. *Dis. Aquat. Org.* 18: 203—210.
- Rodriguez F., Feist S. W., Guillou L., Harkestad L. S., Bateman K., Renault T., Mortensen S. 2008. Phylogenetic and morphological characterisation of the green algae infesting blue mussel *Mytilus edulis* in the North and South Atlantic oceans. *Dis. Aquat. Org.* 81: 231—240.

SYMBIONTS OF MYTILUS EDULIS IN THE LITTORAL AND SUBLITTORAL ZONES OF THE KANDALAKSHA AND ONEGA GULFS OF THE WHITE SEA

V. A. Krapivin

Key words: symbiosis, parasitism, commensalism, bivalves, mussel, *Mytilus edulis*, symbiotic Turbellaria, Trematoda, metacercaria.

SUMMARY

Composition of the fauna of organisms associated with *Mytilus edulis* in the Kandalaksha and Onega Gulfs of the White Sea has been examined. The following 8 symbiotic species were revealed: *Choricystis* sp. (Chloro[hyceae), *Peniculistoma mytili*, *Ancistrum mytili* (Ciliata, Oligohymenophorea), *Urastoma cyprinae*, *Paravortex* sp. (Platyhelminthes, Rhabditophora), and metacercaria of *Cercaria parvicaudata*, *Himasthla* sp., and *Gymnophallus* sp. (Platyhelminthes, Trematoda). Besides, different free-living organisms were found in the mantle cavity; 6 species of nematodes, the planktonic copepod *Microsetella norvegica*, undetermined copepods, isopod *Jaera* sp., sea mites of the family Halacaridae, and chironomid larvae. Parameters of infestation and places of localization in the host are given for each group of organisms. Some regularities in the horizontal and vertical distribution of organisms associated with *M. edulis* are noted.
